

Т. П. ГЛАВАЦКАЯ

**ФОРМИРОВАНИЕ МУЖСКОГО ГАМЕТОФИТА
У ПШЕНИЧНО-ПЫРЕЙНОГО ГИБРИДА ВОСТОК,
ВЫРАЩЕННОГО НА КАМЕННОУГОЛЬНОЙ ЗОЛЕ
ЮКГРЭС**

Вопрос о влиянии внешней среды на процессы генеративного развития растений является исключительно интересным и важным.

Известно, что процессы мейоза и формирования мужского гаметофита очень чувствительны к температурным факторам, которые нередко являются причиной различного рода нарушений (Беллинг, 1925; Сакс, 1936; Данжар, 1950; Левицкий, 1936; Жебрак, 1957; Любимова, 1958; Главацкая, 1966).

Известно также, что недостаток влаги в почве нарушает нормальное питание репродуктивных органов растений и вызывает отклонения от нормы в микроспорогенезе и гаметогенезе. В то же время внесение микроэлементов — азота, бора, меди — изменяет углеводный обмен, тем самым компенсируя недостаток влаги и улучшая условия прохождения мейотического деления, что приводит к нормальному мейозу и фертильности пыльцы (Сказкин, 1961).

Однако до сих пор не выяснено, влияет ли неполноценное питание, в частности недостаток азота и калия, на микроспорогенез и гаметогенез у растений. Вместе с тем решение этого вопроса представляет интерес как с точки зрения дальнейшего изучения генеративной сферы растений, так и с точки зрения практики выращивания их на зольных субстратах, бедных питательными веществами.

Все сказанное явилось предпосылкой для проведения настоящего исследования.

Основное внимание было уделено выяснению вопроса, влияет ли на характер процессов микроспорогенеза и формирования мужского гаметофита недостаток питания.

Исследовался пшенично-пырейный гибрид (ППГ) Восток. Это сложный гибрид. Он был выведен Н. В. Цициным, А. С. Артемовой и А. В. Яковлевым из пшенично-пырейного гибрида «56» методом индивидуального отбора (Артемова и Яковлев, 1959). В происхождении его принимали участие, помимо пырея сизого, яровая пшени-

ца Лютесценс 62 и озимые пшеницы Лютесценс 329 и Кооператорка. Этот гибрид является константной формой, он характеризуется высокой урожайностью, скороспелостью, засухоустойчивостью, болезнеустойчивостью.

Опытные растения выращивались в глиняных горшках с зольным субстратом, на поверхность которого наносился слой почвы толщиной 2—3 см. Контрольные растения выращивались рядом на метровых деланках на территории ботанического сада Уральского университета (г. Свердловск).

В качестве субстрата для посева использовали золу каменного угля Южно-Кузбасской ГРЭС (ЮКГРЭС), которая богата микроэлементами, но мало содержит калия и почти не имеет азота — основного элемента питания.

Семена высевались 10 мая 1966 и 1967 годов на расстоянии друг от друга 7—10 см.

Материал фиксировали на различных этапах развития пыльников, начиная с появления вторичной археспориальной ткани и вплоть до образования спермиев в пыльцевых зернах. Фиксация материала производилась в смеси Карнуа, исследования велись на давленных временных препаратах, окрашенных ацетокармином. Фертильность пыльцы изучали, окрашивая последнюю по Люголю ($Y+KY$ в водном растворе). Процент окрашенных пыльцевых зерен служил показателем ее фертильности. Препараты фотографировали на микроскопе МС-2 с объективом 40X, окуляром 7X и незначительно увеличивали при печати.

Измерения сравниваемых клеток производили с помощью винтового окулярного микрометра МОВ.

В ранее проведенных исследованиях было отмечено, что ППГ Восток имеет нормальный ход мейоза и гаметогенеза в разные по метеорологическим условиям годы с очень незначительными отклонениями (Главацкая, 1964, 1966).

Исследование процесса микроспорогенеза у ППГ Восток, выращенного на золе, показало, что развитие спорогенной ткани в премейотический период интерфазы совершается без отклонений от нормы.

Стадия профазы первого редукционного деления в материнских клетках пыльцы также проходит без каких-либо видимых отклонений.

В диакинезе микроспороцитов ППГ Восток наблюдалось полное отсутствие унивалентов при наличии 21 бивалента, что говорит о полной конъюгации хромосом.

В метафазах первого деления биваленты так же в количестве 21 дружно собираются в экваториальной плоскости, образуя правильные фигуры метафаз. При расхождении хромосом к полюсам, т. е. с началом анафазы первого деления в клетках наблюдается некоторая асинхронность в разъединении бивалентов на составляющие их компоненты. Компоненты разъединившихся бивалентов в количестве 1—3 расходятся к полюсам веретена раньше, чем компо-

ненты других бивалентов. Это явление встречается сравнительно часто: из 110 просмотренных материнских клеток в стадии метафазы в 22 клетках наблюдалось преждевременное расхождение бивалентов, что составляет 20%. Такое явление, правда, в меньшей степени, наблюдалось и в микроспороцитах ППГ Восток, выращенного в обычных условиях на почве, а также в микроспороцитах пырея и пшеницы, где забегание составляло 15—16% (Главацкая, 1966). Однако забегание хромосом не оставляет после себя видимых последствий, так как фигуры поздних анафаз имеют вполне правильный вид, что свидетельствует о слиянии забежавших компонентов с общей массой хромосом. В результате в телофазе образуются дочерние ядра правильной округло-вытянутой формы. Имеет место и отставание отдельных хромосом от общей массы в анафазе-телофазе I, но встречается оно исключительно редко, вследствие чего диады формируются правильными и ядра их содержат по 21 хромосоме. Иногда, хотя и очень редко, встречаются хромосомы не включенные во вновь образовавшиеся дочерние ядра, а потому диады имеют микронуклеусы.

При прохождении этапов второго мейотического деления у пшенично-пырейного гибрида Восток, выращенного на золе и на почве, обнаруживается в равной степени некоторая разновременность развития клеток диады. Вариации встречаются самые разнообразные: в тот момент, когда одна из клеток диады находится на стадии метафазы, другая заканчивает телофазу; или в одной из клеток хромосомы еще не собрались у экватора и разбросаны по всей клетке, в другой наблюдается мета- или анафаза. Такие же картины описывались нами у чистых линий пшеницы и пырея (Главацкая, 1966).

Единично в анафазе II наблюдается образование микроклеток. Очевидно, отставшие или потерявшие ориентацию хромосомы обособляются с частью цитоплазмы в отдельную клеточку. Отставание хромосом во втором делении приводило к образованию микронуклеусов в тетраде, что также встречалось исключительно редко.

Грубые нарушения мейоза, такие, как выброс хроматинового вещества за пределы ядра и веретена, образование мостов и т. д. у исследованных растений не были обнаружены. Исключение составляет отмеченная нами (в одном случае из 220 просмотренных в метафазе I клеток) фигура трехполусного веретена, что несомненно является следствием гибридной природы растений.

В общем картины обеих мейотических делений у ППГ Восток, выращенном при недостаточном питании на золе, свидетельствуют о нормальном течении мейоза. В результате правильного мейотического деления образуются вполне нормально развитые тетрады микроспор, которые распадаются в процессе лизиса материнской оболочки на отдельные клетки.

Микроспоры, развиваясь, образуют хорошо сформированные пыльцевые зерна. Из 917 просмотренных пыльцевых зерен только 3 оказались карликовых размеров, которые могли возникнуть из микроклеток тетрад или пентад, и 4 были пустыми. Эти незначительные

нарушения в гаметогенезе не сказались существенным образом на фертильности пыльцы, которая оказалась достаточно высокой — 97—98%. Не наблюдается резких различий и в форме пыльцевых зерен. Они имеют округло-эллипсовидные очертания, что характерно для группы пшенично-пырейных 42-хромосомных гибридов. В обо-

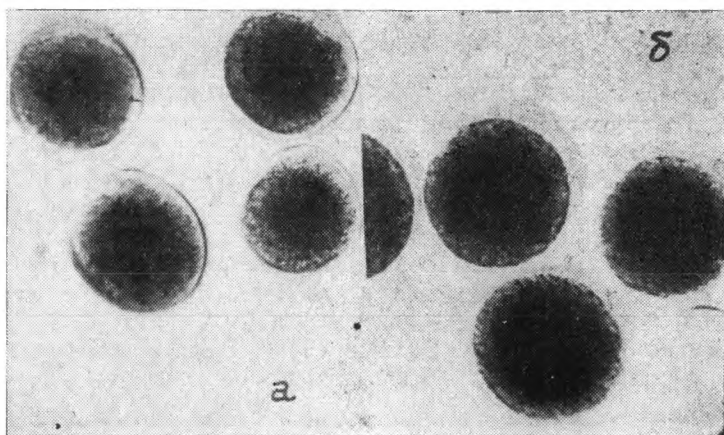


Рис. 1. Зрелые пыльцевые зерна шпенично-пырейного гибрида Восток, выращенного на золе (а) и на почве (б).

лочке у 7 пыльцевых зерен обнаружилось вместо одной две поры. Это интересное явление, и наблюдается оно обычно в полиплоидных клетках.

Небезынтересно отметить также, что в клетках тапетального слоя, питающего микроспороциты, очень часто встречаются фигуры амитотического деления ядер. В некоторых клетках исключительно отчетливо видны в отделяющихся половинках ядра симметрично расположенные 2—3 пары ядрышек совершенно одинаковых по форме и величине. Очевидно, делению ядра предшествовало деление ядрышек. Картины амитоза в клетках тапетума пшенично-пырейных гибридов описывались ранее (Главацкая, 1966), где высказывалось мнение, что амитотическое деление ядер в клетках тапетума может происходить вслед за митозом и параллельно с ним и бывает вызвано или усилено какими-то необычайными условиями в жизни растений. Любопытно, что у растений, выращенных на золе, картины амитоза весьма часто встречаются и отчетливо выражены. Кроме того, во многих клетках тапетума в период мейоза в микроспороцитах наблюдалась ясно выраженная вакуолизация цитоплазмы, что меньше проявляется у контрольных растений. Возможно, все это обусловлено необычным субстратом, на котором выращивались растения, испытывая недостаток в питании.

Итак, нами установлено, что развитие микроспоры и пыльцевого зерна ППГ Восток, выращенного на зольном субстрате, не обнару-

живает каких-либо существенных отклонений от характера этих же процессов у ППГ Восток, выращенного на почве. Следует обратить внимание лишь на резкое снижение ростовых процессов у растений, выращенных на золе, в результате чего высота их значительно уступает контрольным растениям. Уменьшились вдвое размеры колосьев. Количество колосков в колосе также резко сократилось. Заметно изменились размеры клеток и их компонентов во все стадии мейоза и пыльцевого зерна. На рис. 1 представлены зрелые пыльцевые зерна ППГ Восток, выращенного на золе и на почве. Если пыльцевые зерна контрольных вариантов, выращенных на почве, имели диаметр 58—62 мк, то вторые 46—50 мк, т. е. разница составляла более чем 10 мк.

Анализ озерненности колосьев показал, что в 1966—1967 годах ППГ Восток, выращенный на золе с небольшим покрытием почвой, имел полную озерненность колоса, как и на контрольных делянках.

Представленные результаты еще раз свидетельствуют о том, что использованный в настоящей работе ППГ Восток является сбалансированной константной гибридной формой.

Генеративные процессы у растений ППГ Восток устойчивы к неблагоприятным условиям внешней среды, в частности — недостаточному питанию.

Недостаток азота и калия в зольном субстрате, на котором выращивались растения ППГ Восток, не вызывают отклонения от нормы и в процессе мейоза, и в процессе гаметогенеза. Возникновение некоторых незначительных нарушений могло быть вызвано гибридной природой растений, о чем говорят проведенные ранее исследования (Главацкая, 1964, 1966).

Снижение количества колосков, а, следовательно, и зерен в колосьях опытных растений происходит за счет замедления ростовых процессов, что значительно снижает урожай зерна.

Мы склонны думать, что при прочих благоприятных внешних факторах (температура, влажность почвы и воздуха) недостаток в питании является особо действующим фактором лишь на ростовые процессы и не нарушает механизмов генеративного развития, что очень ценно для практики выращивания культурных растений на золоотвалах тепловых электростанций.

Таким образом, данные наших исследований позволяют сделать вывод, что недостаток питания в золе ЮКГРЭС, замедляя ростовые процессы у растений, видимо, не оказывает влияния на характер прохождения фаз микроспорогенеза и формирования пыльцевого зерна.

ЛИТЕРАТУРА

Артемова А. С. и Яковлев А. В., 1963. Сорт яровой пшеницы Восток.— Бюл. Гл. ботан. сада, АН СССР, вып. 51, М.

Главацкая Т. П., 1966. Сравнительное цитозембриологическое исследование микроспорогенеза и развития мужского гаметофита пшеницы, пырея и пшенично-пырейных гибридов (рукопись канд. диссерт.). Свердловск.

Главацкая Т. П., 1966. Микроспорогенез и развитие пыльцевого зерна у 56 и 42-хромосомных пшенично-пырейных гибридов.— Зап. Свердловского отдел. Всес. бот. о-ва, вып. 4. Свердловск.

Данжаф П., 1950. Цитология растений и общая цитология. М., ИЛ.

Жебрак А. Р., 1957. Полиплоидные виды пшениц. М., АН СССР.

Левитский Г. А., 1936. Пособие по селекции. М., Сельхозгиз.

Любимова В. Ф., 1958. Влияние температуры и влажности воздуха на образование фертильной пыльцы, растрескивание пыльников и озерненность колосьев у гибридов, обладающих пониженной плодовитостью. В сб.: Отдаленная гибридизация в семействе злаковых. М., АН СССР.

Сказкин Ф. Д., 1961. Критический период у растений к недостаточному водоснабжению. М., АН СССР.
